

Estructura trófica de la comunidad de peces en el litoral frente a Laguna Verde, Veracruz, México.

Trophic structure of the fish community front Laguna Verde, Veracruz, Mexico.

Daniel Torruco y Alicia González

Centro de Investigación y Estudios Avanzados del I.P.N. Unidad Mérida, A.P. 73 97310 Cordemex, Yucatán, México.

Resumen

Los patrones tróficos de la comunidad íctica infralitoral del suroccidente del Golfo de México, se analizaron durante un período de muestreo de dos años. Las épocas de secas y de lluvias presentaron diferencias notables en su estructura. La repartición de recursos en la comunidad muestra a sus componentes organizados en tres gremios tróficos bien definidos: Ictiófagos, Carcinófagos y Omnívoros. Sin embargo, exhiben un solapamiento parcial entre los nichos.

Abstract

Trophic patterns of a coastal fish community of southwestern Gulf of Mexico were analyzed during a two-year sampling period. The dry season and rainy season showed striking differences in the trophic web structure. Resource partitioning organized the community in three guilds: Ichthyophagous, Carcinophagous and Omnivorous. However, a partial overlapping of niches was commonly observed.

Palabras Clave: Ictiofauna, Nicho Trófico, Golfo de México.

Key Words: Fish, Trophic Niche, Gulf of Mexico

INTRODUCCIÓN

Los llamados gremios tróficos, definidos como grupos de especies que explotan los mismos recursos con estrategias similares (ADAMS, 1985), permiten dividir una comunidad en unidades funcionales. En ellas, se esperan altos grados de interacción ecológica. Si bien, el solapamiento y la amplitud del nicho de las especies se han utilizado para propósitos variados que van desde la evaluación de competencias potenciales entre ellas, hasta la medición del grado de similitud entre dos comunidades (TRACY Y CHRISTIAN, 1986), la dinámica de estos gremios tróficos influye de manera determinante en la estructura y funcionamiento de las especies que los integran.

Aún cuando se han realizado muchos estudios sobre los hábitos alimenticios de peces costeros (DARNELL, 1962; MAJOWSKY Y HEARN, 1984), todavía se desconocen las relaciones tróficas de muchas localidades. De manera general, estos estudios reflejan la organización trófica en relación al habitat y postulan que existe un amplio intervalo de estrategias que pueden operar a lo largo de restricciones originadas por las dimensiones es-

pacio-temporales del habitat (DARNELL, 1958; DA SILVA, 1975; BRAY Y MILLER, 1981; SHERIDAN Y LIVINGSTON, 1979). El interés del estudio sobre Laguna Verde surgió de forma previa a la instalación de una planta Nucleoeléctrica. Por estas consideraciones, el presente trabajo tiene como objetivo definir si existe solapamiento del nicho trófico en las especies más sobresalientes de la ictiofauna infralitoral en la costa suroccidental del Golfo de México y conocer la dinámica de los gremios tróficos que caracterizan a esta comunidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio se localiza a 80 km del estado de Veracruz entre las coordenadas 19°19' LN y 96°45' LW (Fig. 1), su geomorfología está determinada por pequeñas cuencas con alternancias de playa arenosa y costa rocosa (HALFFTER, GÓMEZ-POMPA, VÁZQUEZ, SOTO Y DIEGO, 1972). Esta enclavada frente a una zona montañosa formada por una saliente de la Sierra Madre Oriental, la cual penetra a manera de espolón en la parte marina, se encuentra limitada por dos afloramientos rocosos, al norte por Punta Literas y al sur por Punta Villa Rica, entre los que se encuentran dos pequeñas lagunas: Laguna Verde de agua dulce y Laguna Salada que presenta comunicación eventual con el mar.

Actividades de campo

El programa de muestreo incluye dos ciclos anuales, mediante campañas de colecta mensuales para el ciclo 1976 y trimestrales en 1979. Se establecieron cinco transectos paralelos

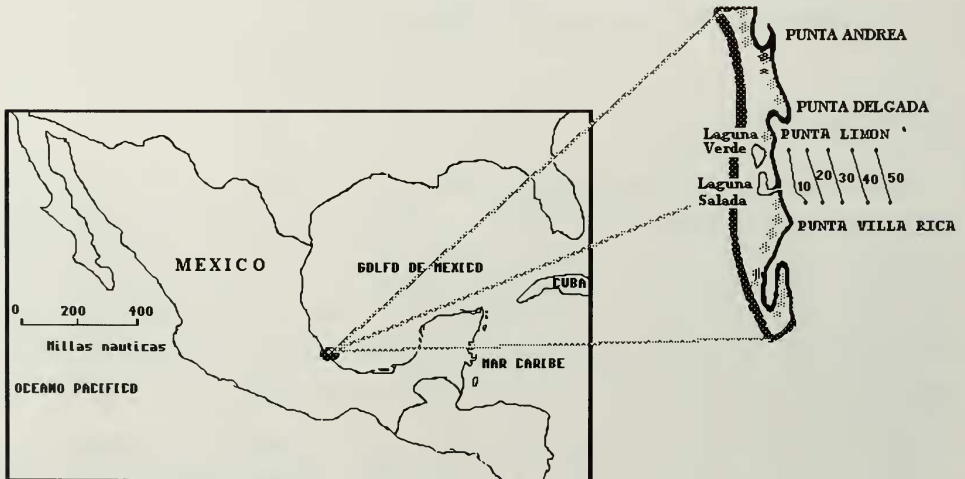


Fig. 1. Posición del área de estudio y ubicación de los sitios de muestreo. Las isobatas (10 a 50 m), indican los arrastres realizados en ambos años de muestreo.

Fig. 1. Study area position and localization of the sampling site. The isobats (10 to 50 m) show the trawls in both years.

a la costa entre Punta Villa Rica y Punta Limón, siguiendo las isobatas de 10, 20, 30, 40 y 50 m (Fig. 1). El área representa una franja de aproximadamente 10 Km². Se realizaron arrastres diurnos con redes camaroneras comerciales estandar de luz de malla de 1.5 pulgadas (3.18 cm), realizando una réplica por cada lance. Los ejemplares colectados se preservaron en formalina al 10%, inyectando el estómago. En forma paralela se definieron las condiciones ambientales mediante campos horizontales y verticales de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto.

Actividades de laboratorio

Se procedió a identificar, contar y medir los organismos preservados; obteniéndose un total de 171 especies representadas en 2936 ejemplares, con estos datos se elaboraron tablas para cada ciclo de muestreo y profundidad (Tabla 1).

El análisis del contenido gástrico de los peces se realizó con las 16 especies más dominantes de 1976, llevando acabo la disección de 393 ejemplares, este análisis se realizó siguiendo el método del área ocupada (DARNELL, 1961), con lo que fué posible separar las unidades tróficas (U.T.) correspondientes e identificar a cada grupo taxonómico de la ingesta en la mayoría de los casos a género o especie. Los elementos del detritus fueron clasificados como: materia inorgánica no identificada (MINI), materia orgánica no identificada (MONI) y materia animal no identificada (MANI). y considerando que el alto porcentaje de detritus enmascara la importancia del solapamiento trófico, la representación gráfica se efectuó en dos modalidades; con elementos del detritus y sin ellos (Fig. 6A y B).

Procesamiento de datos

El análisis de los datos se realizó en dos vías: una cualitativa de gremios tróficos con la información de ambos ciclos anuales y otra cuantitativa de sobreposición de nicho trófico que involucra sólo los datos obtenidos en el ciclo de 1979. Las matrices se elaboraron con respecto a su contexto temporal (época de lluvias y de secas) respectivo.

Para el estudio de los grémios tróficos se formaron matrices binarias (presencia-ausencia) de depredador-presa (COHEN, 1978; BRIAND, 1983). Tomando como base los resultados de trabajos anteriores en la zona (CHÁVEZ, CASTRO, CHICA Y GARCÍA, 1976); así como, los registros obtenidos de la literatura (WILLIAMS Y HATCHER, 1983; KERNSCHNER, PETERSEN Y GILMORE, 1984), se asignó a las especies de peces la categoría trófica de depredador y a las de invertebrados la categoría de presas. Las matrices se sometieron a un análisis de agrupamiento bajo el criterio de la contingencia cuadrática (STITELER, 1979); con la intención de conocer una identidad más general de los gremios formados, su posición espacial y las progresiones temporales de su respuesta trófica.

Con respecto al solapamiento del nicho trófico se han propuesto varios índices para medir la sobreposición y amplitud del nicho ecológico (ORIANIS Y HORN, 1969; STEINHORST, 1979; BUSH Y HOLMES, 1983). En este estudio, los datos de la ingesta se sometieron al índice de Horn (HORN, 1966; PIELOU, 1972) y posteriormente al algoritmo de agrupamiento inverso usando el método flexible de Lance y Williams (HENDRICKSON, 1979; STITELER, 1979), con una $\beta = -0.25$. En este trabajo, los valores de similitud obtenidos se consideraron

ESPECIES	ELEMENTOS DE LA INGESTA															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Considerando el detritus																
<i>Cathorops melanopus</i>	74,3			20		4,7					0,4			0,6		16
<i>Ariopsis felis</i>	81,1			5,3			11				0,5			0,5		2,6
<i>Haemulon aurolineatum</i>	78,9			4,3				0,5			2,2					7,6
<i>Harengula jaguana</i>	88,7	1		7				1,1								
<i>Lepophidium profundorum</i>	42,8			29,7			17,5								1,9	8,1
<i>Porichthys plectrodon</i>	57,3			24,3												17,1
<i>Mullidichthys martinicus</i>	90,4			8,3				1,3				0,4				0,9
<i>Syacium guntheri</i>	52,6	2,7		26,3		7,9								10,5		
<i>Scorpaena inermis</i>	44,2			30	25,8										2,9	20,7
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	62	13,3		1												61
<i>Saurida brasiliensis</i>	39															18,1
<i>Polydactylus octonemus</i>	56,2			3,2		22,5										22,2
<i>Synodus foetens</i>	44,2	1,3		5								27,3				13,6
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	24,3	53,1	2,1	4,3						0,4	1,8	0,4				16,7
<i>Umbrina coroides</i>	17			55,3				0,9			10,1					20
<i>Trichiurus lepturus</i>	4,2					75,8										
Sin considerar el detritus																
<i>Cathorops melanopus</i>				78		18					2			2		14
<i>Ariopsis felis</i>				28			58									14
<i>Lepophidium profundorum</i>				52			31							3		36
<i>Haemulon aurolineatum</i>				20				2,5						39		
<i>Syacium guntheri</i>		6		55		17								22		
<i>Harengula jaguana</i>		9		62				10			19					9
<i>Mullidichthys martinicus</i>				86								5				40
<i>Porichthys plectrodon</i>				57				3								20
<i>Umbrina coroides</i>				67					1		12					
<i>Scorpaena inermis</i>				54		46										
<i>Eucinostomus melanopterus</i>		35		3										8		54
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>		69	3	6						1	2	1				18
<i>Synodus foetens</i>		2		9									49			40
<i>Saurida brasiliensis</i>																100
<i>Polydactylus octonemus</i>				8		51										41
<i>Trichiurus lepturus</i>						79										21
Unidades troficas																
1-Detritus																
2-Arena																
3-Verdetales																
4-Peneidos																
5-Brachiuros																
6-Palemoníidos																
7-Estomatopodos																
8-Ostrácodos																
9-Isopodos																
10-Amphipodos																
11-Gasterópodos																
12-Bivalvos																
13-Cefalópodos																
14-Equinodermos																
15-Poliquetos																
16-Peces																

Tabla 1. Proporciones de las U.T. obtenidas con las 16 especies más dominantes. Se presentan las dos estrategias de análisis.

como un índice relativo del solapamiento trófico. El procesamiento de datos se llevo a cabo en una computadora PC.

RESULTADOS

Gremios tróficos

En la época de sequía de 1976, se definen tres grupos con un número de especies semejante; 9, 9 y 10 respectivamente. El primero está representado por especies que dependen de los crustáceos decápodos casi en su totalidad como *Scorpaena* spp. y *Diplectrum radiale*, por lo que se consideran de hábitos carcinófagos. El segundo es muy homogéneo y obtiene su alimento del bentos en general: aunque es un depredador de los decápodos, no excluye algunos moluscos y otros invertebrados epibénticos son componentes de este grupo *Umbrina coroides*, *Syacium guntheri* y *Eucinostomus melanopterus* entre otros. El último grupo presenta características heterogéneas en su alimentación; tiene elementos ictiófagos como es el caso de *Conodon nobilis* y *Sphyaena guachancho*, y por el otro tiene especies tales como *Saurida brasiliensis*, *Trachinocephalus myops* y *Priacanthus cruentatus*; que se alimentan de crustáceos epibénticos, moluscos de aguas intermedias como *Loligo pealeii* y de peces (Fig. 2).

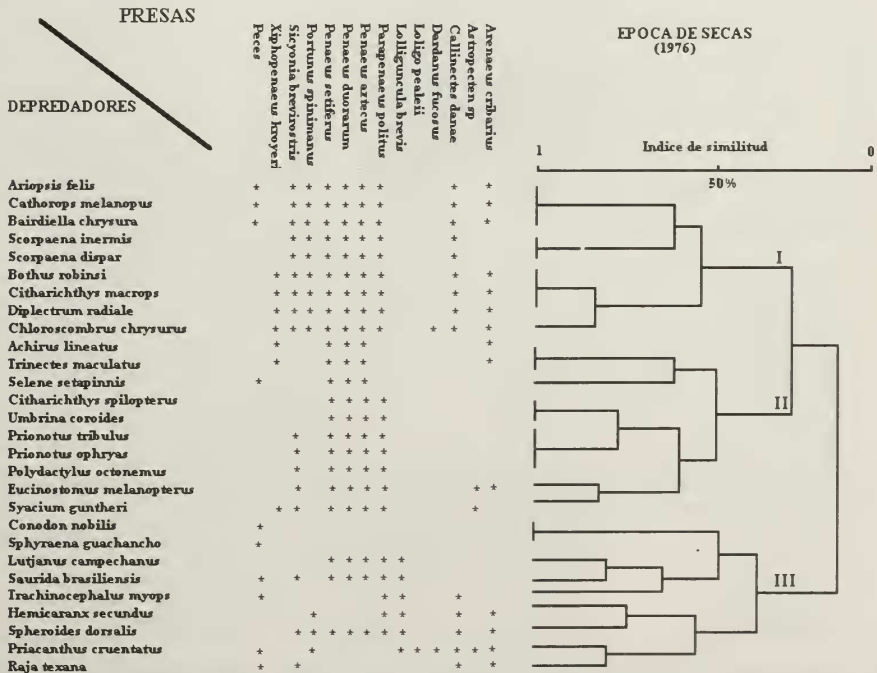


Fig. 2. Matriz binaria depredador/presa y clasificación de grupos mediante el método de contingencia cuadrática en la época de secas de 1976

Fig. 2. Binary matrix predator/prey and group classification with the contingency quadratic methods in the dry season 1976

En el esquema de la época de lluvias de este mismo año se delimitan cuatro grupos (Fig. 3). El primero involucra el mayor número de especies dentro de las que se tienen a *Citharichthys macrops*, *Diplectrum radiale* y *Prionotus* spp., se considera un grupo especialista (carcinófago) que depende principalmente de los crustáceos decápodos. En el segundo la dieta es más variable esta integrada por invertebrados epibénticos y pequeños peces, en esta asociación se tiene a *Lutjanus purpureus*, *Chloroscombrus chrysurus*, *Syacium guntheri* y *Raja texana*, entre otras. Dos especies carnívoras: *Conodon nobilis* y *Sphyaena guachancho* representan el tercer grupo. El último lo integran; *Achirus lineatus*, *Symphurus plagiusa* y *Spheroides dorsalis*, que se alimentaron de epifauna pequeña como poliquetos y anfípodos.

La época de secas de 1979 involucra mayor número de especies representadas en tres conglomerados y cuatro especies aisladas (Fig. 4). El primero tiene varias subasociaciones: unas con gran dependencia de los crustáceos penéidos; otras que aceptan en su dieta a los moluscos, tanto cefalópodos (i.e. *Lutjanus griseus* y *Gymnothorax nigromarginatus*), como lamelibranquios (i.e. *Balistes capriscus*, *Chloroscombrus chrysurus* y *Sciaenops ocellata*); existen especies como *Lagodon rhomboides* y *Sphaeroides dorsalis*, que racionean la vegetación e ingieren cantidades considerables de crustáceos decápodos asociados a ese habitat. El último grupo también presenta varias subagrupaciones y es más generalista, incluye en su dieta a moluscos y equinodermos, dentro estas especies se tienen

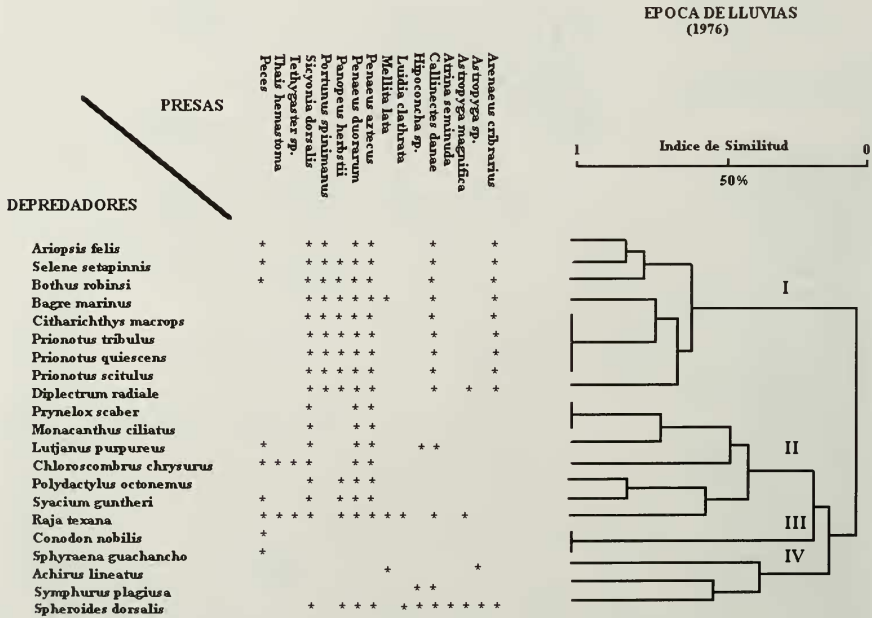


Fig. 3. Matriz binaria depredador/presa y clasificación de grupo mediante el método de contingencia cuadrática en la época de lluvias de 1976

Fig. 3. Binary matrix predator/prey and group clasification with the contingency cuadratic methods in the rainy season 1976

Estructura trófica de la comunidad de peces de Laguna Verde, México

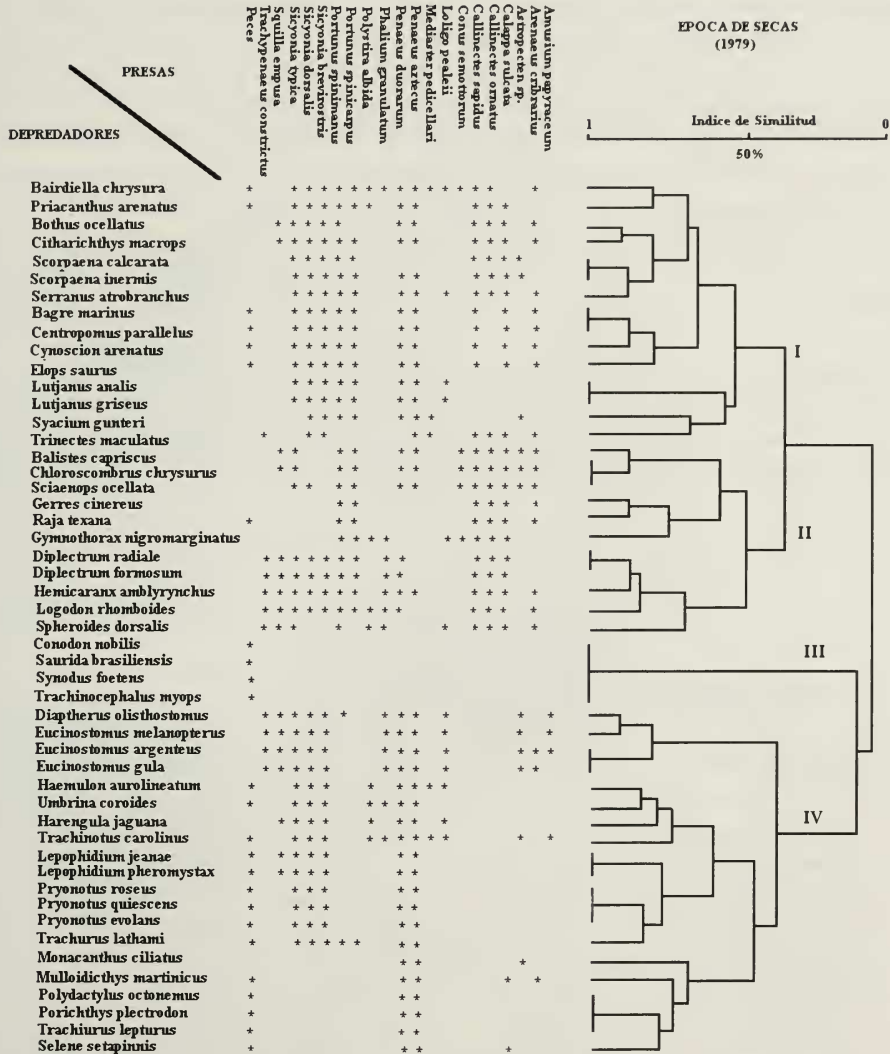


Fig. 4. Matriz binaria depredador/presa y clasificación de grupos mediante el método de contingencia cuadrática en la época de secas de 1979

Fig. 4. Binary matrix predator/prey and group classification with the contingency quadratic methods in the dry season 1979

a *Encinostomus melanopterus*, *Diapterus olisthostomus* y *Umbrina coroides*. El grupo aislado es totalmente especialista (ictiófago) y esta integrado por *Conodon nobilis*, *Saurida brasiliensis*, *Synodus foetens* y *Trachinocephalus myops*.

En la época de lluvias se observa una reducción drástica en el número de especies (62%), se delimitan cuatro grupos (Fig. 5). El primero tiene gran dependencia de los de-

cápodos penéidos y una de las subasociaciones que presenta tiene mayor afinidad con los recursos cercanos al fondo ya que incluyen en su dieta moluscos cefalópodos y peces, como se observa en *Haemulon aurolineatum*, *Mulloidichthys martinicus* y *Lepophidium* spp. El segundo es ictiófago y tiene como representantes a *Conodon nobilis* y *Synodus foetens*. El tercero es un grupo especialista integrado por *Lutjanus analis*, *Diplectrum* spp. y *Scorpaena calcarata* entre otras, cuya alimentación se basa principalmente en decápodos braquiuros y penéidos. El último depende de los braquiuros y del suplemento alimenticio que aportan otros grupos que están íntimamente relacionados con el fondo, como son los moluscos bivalvos, son representantes de esta asociación *Syacium guntheri*, *Trachurus lathami* y *Pomadasys croco*.

Solapamiento de nicho trófico

En la tabla 1 se reúnen los datos obtenidos, agrupados de acuerdo al tamaño y la proporción de ejemplares analizados para cada especie, en la tabla 2 se registraron las unidades tróficas correspondientes. En la figura 6A, se representa el espectro trófico de cada especie

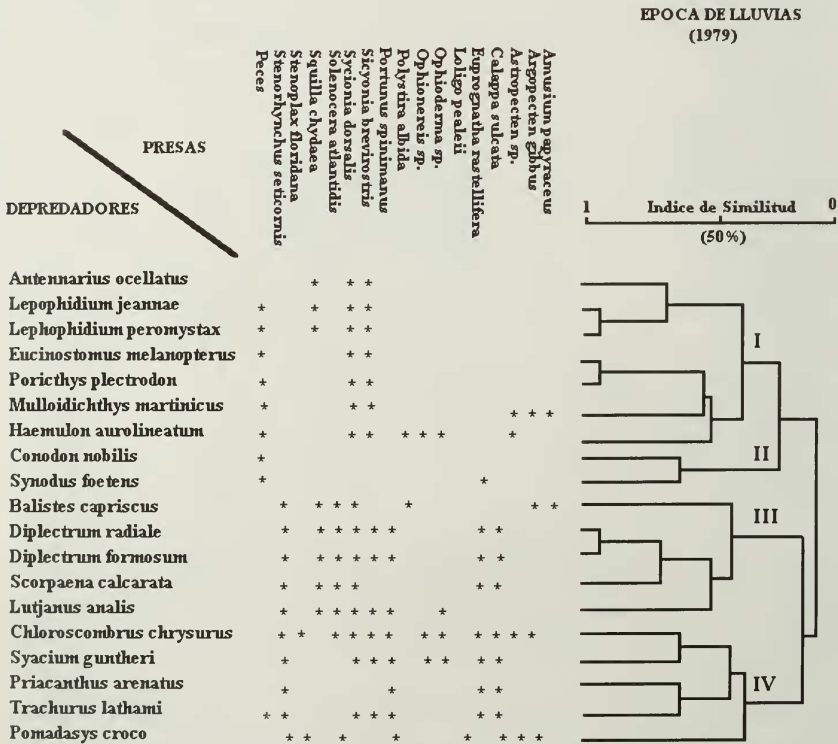
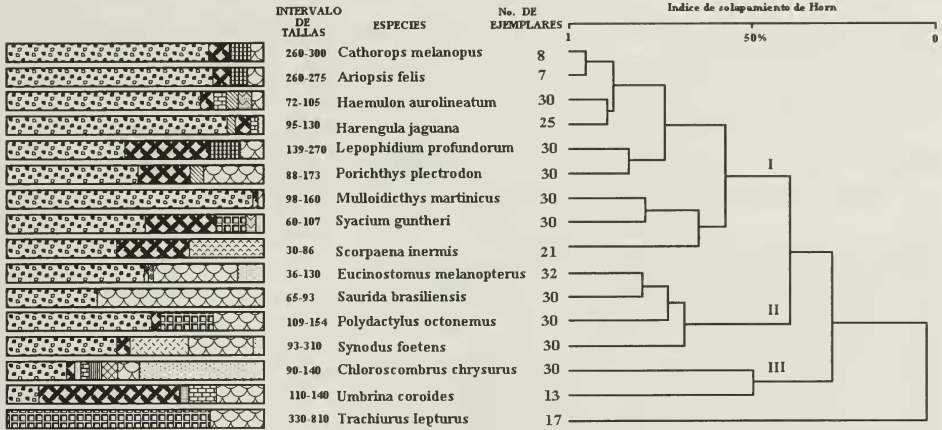


Fig. 5. Matriz binaria depredador/presa y clasificacion de grupos mediante el metodo de contingencia cuadratica en la epoca de secas de 1979

Fig. 5. Binary matrix predator/prey and group clasification with the contingency quadratic methods in the rainy season 1979

y el coeficiente de solapamiento correspondiente. Con respecto a este último se definen una especie aislada tres grupos de elementos que representan fuerte dependencia de recursos comunes y en consecuencia un gran solapamiento en su nicho. Las asociaciones del primer grupo utilizan en gran medida el subsidio del detritus, estas sobreposiciones ponen en evidencia las interacciones paritarias entre las especies, como es el caso de *Cathorops*

A. CLASIFICACION CONSIDERANDO EL DETRITUS



B. CLASIFICACION SIN CONSIDERAR EL DETRITUS

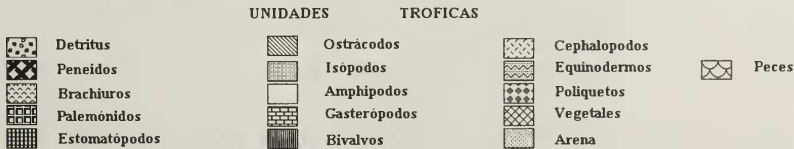
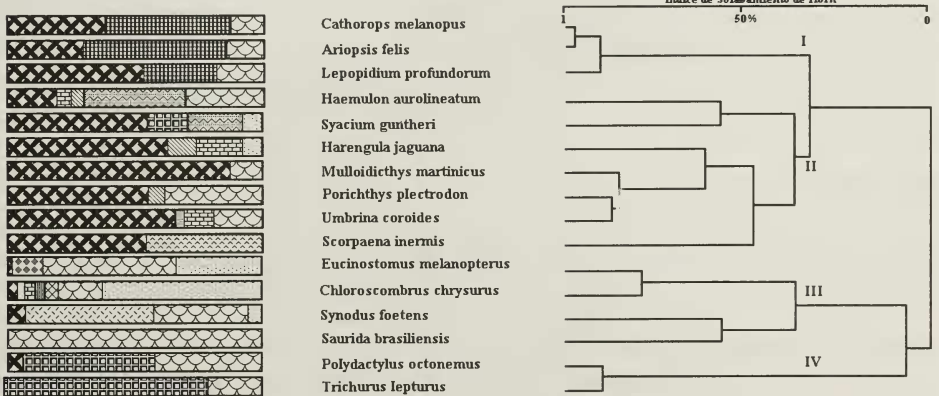


Fig. 6. Espectro trófico de las 16 especies más importantes en 1976, en ambas estrategias de análisis. La figura presenta el número de organismos y el intervalo de tallas correspondientes a cada especie. El dendrograma muestra la sobreposición del nicho trófico entre estas especies.

Fig. 6. Trophic spectrum of 16 species more important in 1976, with both analysis strategy. The picture shows the number of specimens and range size. Dendrogram showing the overlapping trophic niche in this species.

melanopus y *Ariopsis felis*; *Haemulon aurolineatum* y *Harengula jaguana*; *Lepophidium profundorum* y *Porichthys plectrodon*; así como, *Mulloidichthys martinicus* y *Syacium gunteri*. El segundo grupo es considerado eminentemente ictiófago, mientras que el tercero está formado por elementos con menor solapamiento respecto a las especies anteriores; *Trichiurus lepturus* presenta el menor coeficiente de solapamiento (0.2) y por consiguiente se encuentra aislada de toda asociación. Si bien la mayoría de los elementos de la ingesta son entidades comunes; su utilización es diferencial, el mayor solapamiento se observo en especies de géneros afines con intervalos de tallas semejantes (Tabla 1) y aunque los límites de las asociaciones son evidentes, el detritus domina en su formación disminuyendo la importancia de los otros componentes de la ingesta.

Al no considerar el detritus en el análisis, se ponen de manifiesto los otros componentes de la ingesta y en consecuencia se definen cuatro agrupaciones con un solapamiento más evidente (Fig. 6B). La primer agrupación muestra una alta dependencia de los decápodos penéidos como elementos de su dieta; sin embargo, con altos coeficientes de superposición (96.4) originados por la ingestión de peces y estomatópodos. El tercer grupo tiene dos subagrupaciones muy particulares; una de ellas integrada por *Eucinostomus melanopterus* y *Chloroscombrus chrysurus*, son especies generalistas y aunque presentan proporciones diferentes en su ingesta, debido a esta diversificación se han considerado omnívoros; la otra esta definida por *Saurida brasiliensis* y *Synodus foetens* son especies ictiófagas; sin embargo, no presentan gran solapamiento debido a que esta última ingiere de forma suplementaria cefalópodos, esto origina que aunque ambas consuman peces como alimento principal, su subsidio lo obtienen a diferentes niveles en la columna de agua. La última agrupación está constituida por *Polydactylus octonemus* y *Trichiurus lepturus*, especies con gran solapamiento debido a la alta proporción de palemónidos en su ingesta.

DISCUSIÓN

En la composición de los gremios tróficos de ambas temporadas no se observan variaciones fundamentales y si bien, algunos elementos pasan de un grupo a otro como el caso de *Prionotus* spp. el cambio no es radical, ya que parece estar determinado por la temporalidad del alimento, debido a que en la época de lluvias la alimentación está basada en los crustáceos casi exclusivamente, mientras que en la época de secas se diversifica el espectro alimentario. A este tipo de estrategia alimenticia la han clasificado como especialista desarrollado (RICHARDS, 1983), el cual incide sobre la presa sólo si esta se presenta por encima de cierto valor umbral de abundancia. Lo que refleja la abundancia y da una idea de la disponibilidad de presas en cada época.

Las asociaciones obtenidas estan dadas por el grado de dependencia que tienen las especies a los diferentes tipos de alimento (GLASSER, 1983), así como a la introducción de peces en la dieta. El grupo de los crustáceos penéidos se presenta como el componente principal y contribuye a la diferenciación de los gremios tróficos presentes.

Los peces estuarinos e infralitorales presentan progresiones alimenticias estacionales con posibles patrones nictemerales en varios niveles tróficos (DARNELL Y NEIEROTO,

1962; SHERIDAN Y LIVINGSTON, 1979). Por lo que en el presente estudio el grado de solapamiento registrado se atribuye en parte a la estacionalidad, como el caso de los trígidos. Otros aspectos importantes del alimento en la segregación ecológica de las especies son: las preferencias en la selección del microhabitat de la presa y su abundancia (SCHOENER, 1969; FELDER Y CHANEY, 1979), así como la combinación de la distribución de los microhabitats y la morfología, comportamiento de las especies (EVANS Y TALLMARK, 1985).

Existe una considerable correspondencia en las asociaciones obtenidas en ambos ciclos de muestreo y en la consistencia de sus progresiones al paso de elementos de un grupo a otro. Estos resultados confirman lo señalado por LIVINGSTON (1982), quien registra durante varios años una notable estabilidad en la organización trófica de una zona costera con pastos marinos. Sin embargo, las altas estabilidades en la identidad de los gremios tróficos, implica necesariamente ciclos climatológicos regionales estables por un intervalo de tiempo amplio (SEAGLE Y MACCRACKEN, 1986).

Con los resultados obtenidos se distinguen tres tipos de gremios tróficos: Carnívoros ictiófagos, Carnívoros carcinófagos y Omnívoros. El primero está definido en la estructura trófica del infalitoral por *Sphyaena guachancho* y *Synodus foetens*. Los decápodos constituyen un eslabón importante entre la producción béntica y las cadenas alimentarias de grandes consumidores como son los peces, en el segundo se incluye a la mayoría de las especies analizadas y presenta principalmente dos tendencias en cuanto al uso de los decápodos: los dependientes de penéidos y braquiuros respectivamente; estos últimos con mayor influencia del fondo, ya que sus presas presentan menor movilidad. El tercer gremio está pobremente representado, en su dieta alimenticia prevalecen organismos pequeños como poliquetos, anfípodos ó plantas diversas.

Los decápodos y peces fueron la presa preferida por los depredadores epibénticos y contribuyen a su vez al solapamiento alimenticio entre los depredadores considerados. Esto sugiere una competencia, en algunos casos fuerte como la de *Cathorops melanopus* y *Ariopsis felis* y en otros casos ligera como la de *Haemulon aurolineatum* y *Syacium guntheri*. En todas las profundidades estudiadas, los crustáceos pequeños fueron el alimento más frecuente; sin embargo, el detritus (MONI, MANI y MINI) es el elemento predominante en la dieta (Fig. 6A).

En consecuencia, la estructura trófica de este estudio se ha dividido en dos grupos generales: los carnívoros especialistas y generalistas con especies simpátricas en el contexto espacio-temporal, con un relativo solapamiento en su dieta; así como los omnívoros bénticos son los menos representados en su densidad, pero involucran a un gran número de especies. Los resultados son bastante congruentes con los obtenidos cualitativamente con el análisis de los gremios.

El solapamiento del nicho trófico decrece al incrementarse el tamaño entre dos especies de depredadores (VAN VALEN, 1965; PHIL, 1985), como en el caso de *Haemulon aurolineatum* y *Syacium guntheri*; *Saurida brasiliensis* y *Synodus foetens* (Fig. 6B), aunque la disponibilidad de presas podría incrementar ese solapamiento (SMITH, 1982; EVANS, 1983). Los patrones observados también pueden ser explicados por los cambios en las proporciones del alimento (WILLIAMS Y HATCHER, 1983; EDWARDS, CONOVER Y SUTTER,

1982). La diferencia espacio-temporal del alimento se pone de manifiesto en el análisis de los ciclos de muestreo y sus épocas respectivas.

En consecuencia es evidente que:

- Se presentan solapamientos parciales en los grupos en donde los recursos quizá no son limitantes, ya que permiten su libre coexistencia.
- Existen solapamientos intensos entre especies cercanas: *Ariopsis felis* y *Cathorops melanopus*.
- El número de especies que comparten un recurso limitado dependen de la amplitud del nicho y del grado de solapamiento del mismo (DUESER Y SHUGAR, 1982; THOMSON Y RUTERHOLZ, 1982).

El solapamiento del nicho trófico, se puede considerar como un índice de disponibilidad de alimento e indica que la organización trófica del infralitoral marino, es el resultado de la combinación de numerosos factores que se expresan en la selección de las especies que integran una comunidad (SHUGART Y PATTEN, 1972; DUESER Y SHUGART, 1979). En los resultados obtenidos se pone en evidencia una notable relación, tanto en el solapamiento del nicho como en la composición del recurso alimenticio y aunque los recursos alimenticios no parecen ser limitantes, las habilidades competitivas son importantes en el solapamiento.

La coexistencia de peces depredadores se atribuye a las diferencias espacio-temporales en los patrones de distribución del recurso alimenticio individual y a la abundancia relativa del mismo (CHAO Y MUSIK, 1977), esta apreciación se considera válida para la fauna analizada, debido a que se encontraron pocas diferencias en la composición de los gremios tróficos en los dos ciclos anuales.

La variedad de presas utilizadas por los depredadores está íntimamente relacionada con tres factores principalmente: la magnitud de su abundancia relativa (VANDERMER, 1972; BOCK Y RICHLEFS, 1983), la dominancia (MACNAUGHTON Y WOLF, 1979) y la competencia por los recursos, debido al efecto potencial de especies simpátricas con grandes amplitudes de nicho (HANSKI, 1978; SCHOENER, 1983).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean hacer un reconocimiento a las invaluable sugerencias y comentarios del M. en C. Gustavo de la Cruz en el transcurso del trabajo, así como al M. en C. Juan Menchaca y al Biol. Rigoberto Corona por su ayuda en las campañas de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- ADAMS, J. 1985. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities. *Jour. An. Ecol.*, 54:43-59.
- BOCK, C.E. Y R.E. RICKLEFS. 1983. Range size and local abundance of some North American songbirds. *Amer. Nat.*, 122:295-299.
- BRAY, R. Y A. MILLER. 1981. The fish connection: a trophic link between planktonic and rocky reef communities. *Science*, 214:204-205.
- BRIAND, F. 1983. Environmental control of food web structure. *Ecol.*, 64(2):253-263.

Estructura trófica de la comunidad de peces de Laguna Verde, México

- BUSH, A.O. Y J.C. HOLMES. 1983. Niche separation and the broken stick model: use with multiple assemblages. *Am. Nat.*, 122:849-855.
- CHAO, L.N. Y J.A. MUSICK. 1977. Life history, feeding habitats and functional morphology of juvenile scianids fishes in the York River estuary, Virginia. *Fish. Bull.*, 75:657-702.
- CHÁVEZ, E.A., J.L. CASTRO, F. DE LA CHICA Y A.GARCÍA. 1976. *Estudio del necton y pesquerías del área costera de Laguna Verde, Veracruz*. ENCB., IPN. Informe definitivo para la C.F.E., 168pp.
- COHEN, J.E. 1978. *Food webs and niche space*. Princeton University Press, New Jersey.
- DARNELL, R.M. 1958. Food habitats of fishes and larger invertebrate of lake Pontchartrain, Louisiana., and estuary community. *Inst. Mar. Sci. Univ. Texas*, 5:353-416.
- DARNELL, R.M. 1961. Trophic spectrum of an estuarine community based on studies of Lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology*, 42:553-568.
- DARNELL, R.M. 1962. fishes of the Rio Tamesí and related coastal lagoons in East-Central, México. *Inst. Mar. Sci. Univ. Texas*, 8:299-365.
- DARNELL, R.M. Y R.R. NEIEROTO. 1962. Determination of feeding chronology in fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 91(3):313-320.
- DA SILVA, D.P. 1975. Nektonic food webs in estuaries. In: Cronin, L.E. (Ed) *Estuarine Research*. Academic Press., 1:420-447.
- DUESER, R.D. Y H.H. SHUGART. 1979. Niche pattern in a forest floor small mammal fauna. *Ecol.*, 60(1):108-118.
- DUESER, R.D. Y H.H. SHUGART. 1982. Reply to comments by Van Horne and Ford and by Carnes and Slade. *Ecology*, 63(4):1174-1175.
- EDWARDS, C.D., D.O. CONOVER Y F. SUTTER III. 1982. Mobile predator and the structure of marine intertidal communities. *Ecol.*, 63(4):1175-1180.
- EVANS, S. 1983. Production, predation and food segregation in a marine shallow soft-bottom community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10:147-157.
- EVANS, S. Y B. TALLMARK. 1985. Niche separation within the mobile predator guild on marine shallow soft-bottoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23:279-286.
- FELDER, D.C. Y D.H. CHANEY. 1979. Decapods crustacean fauna of seven and one-half fathom reef, Texas: Species composition, abundance and species diversity. *Mar. Sci.*, 22:1-29.
- GLASSER, J.M. 1983. Variation in niche breadth trophic position: on the disparity between expected and observed species packing. *Am. Nat.*, 122(4):542-548.
- HALFFTER, G., A. GÓMEZ-POMPA, A. LOT, C. VÁZQUEZ, M. SOTO Y N. DIEGO. 1972. Estudio preliminar de la vegetación y flora de la región de Laguna Verde. Ver. *UNAM Informe a la C.F.E.*, 146 pp.
- HANSKI, I. 1978. Some comments of the measurement of niche metrics. *Ecol.*, 59(1):168-174.
- HENDRICKSON, J.A. JR. 1979. Examples of discrete multivariate methods in ecology. In: Orlocí, L., R. Rao y W.M. Stiteler (Eds). *Multivariate methods in ecological work*. International cooperative Publishing house, Fairland Maryland, 55-63 pp.
- HORN, H.S. 1966. Measurement of 'overlap' in comparative ecological studies. *Am. Nat.*, 100:419-424.
- KERNSCHNER, B.A., M.S. PETERSEN Y R.G. JR. GILMORE. 1984. Ecotopic and ontogenetic trophic variation in mojarras (Pisces: gerridae). *Estuaries*, 8(3):311-322.
- LIVINGSTON, R.J. 1982. Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 7:1-12.
- MACNAUGHTON, S.J. Y L.L. WOLF. 1979. *General ecology*. Holt Rinehart and Wiston Publ. New York.
- MAJKOWSKI, J. Y W.S. HEARN. 1984. Comparison of three methods for estimating the food intake of a fish. *Can. Jour. Aquat. Sci.*, 41:212-215.
- PHIL, L. 1985. Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow marine areas. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 22:169-179.
- PIELOU, E.C. 1972. Niche width and niche overlap: A method for measuring them. *Ecol.*, 53(4):687-692.
- RICHARDS, L.J. 1983. Hunger and the optimal diet. *Am. Nat.*, 122(3):326-334.
- SCHOENER, T.W. 1969. Optimal size and specialization in constant fluctuating environment: An energy time approach. In: *Diversity and stability in ecological systems*. Brokhave symposia in biology. National Technical information service. Springfield, 103-114 pp.
- SCHOENER, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Amer. Nat.*, 122(2):240-285.
- SEAGLE, S. Y G. MCCRAKEN. 1986. Species abundance, niche position and niche breadth for five terrestrial animal assemblages. *Ecol.*, 67(3):816-818.
- SHERIDAN, P.F. Y R. LIVINGSTON. 1979. Cyclic trophic relations of fishes in a polluted river-dominated estuary in North Florida. In: Livingston, R.J. (Ed) *Ecological processes in coastal and marine systems*. Plenum Press. NY, 143-161 pp.
- SHUGAR, H.H. Y B.C. PATTEN. 1972. Niche quantification and the concept of niche pattern. In: Patten, B.C. (Ed) *System analysis and simulation in ecology*. Academic Press. New York.
- SMITH, E.P. 1982. Niche breadth, resource availability and inference. *Ecol.*, 63(6):1675-1681.
- STEINHORST, K.R. 1979. Analysis of niche overlap. In: Orlocí, L., R. Rao y W.M. Stiteler (Eds). *Multivariate methods in ecological work*. International cooperative Publishing house, Fairland Maryland, 262-278 pp.
- STITELER, W.M. 1979. Multivariate statistic with application in statistical ecology. In: Orlocí, L., R. Rao y W.M. Stiteler (Eds). *Multivariate methods in ecological work*. International cooperative Publishing house, Fairland, Maryland, 279-300 pp.

- THOMSON, J.D. Y K.A. RUSTERHOLZ. 1982. Overlap summary indices and the detection of community structure. *Ecol.*, 63(2):274- 277.
- TRACY, R.C. Y K.A. CHRISTIAN. 1986. Ecological relations among space, time and thermal niche axes. *Ecol.*, 63(3):609-615.
- VANDERMER, J.H. 1972. Niche teory. *Am. Rev. Ecol. Syst.*, 3:107-132.
- VAN VALEN, L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *Am. Nat.*, 99(98):377-388.
- WILLIAMS, D.McB. Y A.I. HATCHER. 1983. Structure of fish communities on Outer slopes of inshore, mid-shelf and outer shelf reef of the great barrier reef. *Mar. Ecol. Prog.Ser.*, 10:239-250.